云 南 植 物 研 究 1991; 13(2): 167—172
Acta Botanica Yunnanica

ISSN 0253-2700
CN 53-1039

茭白黑粉菌在茭白植株内形态发育的初步研究*

施 国 新 徐 祥 生

(南京师范大学生物系，南京210024)

摘要 茭白黑粉菌的菌丝体多年生，越冬期宿存于茭白地下茎中，翌年春天入侵由地下茎芽体形成的植株。菌丝具隔膜，分枝，细胞双核，在寄主细胞间隙并入侵细胞中生长，无吸器；受菌丝侵染的茭白地上茎薄壁细胞分裂增多，体积加大，并高度液泡化，使茎膨大。部分菌丝在茭白茎膨大后期菌丝壁胶化，原生质收缩成团，生成厚壁，形成冬孢子。

关键词 茭白；茭白黑粉菌；菌丝体；冬孢子

A PRELIMINARY STUDY ON THE MORPHOGENETIC DEVELOPMENT OF USTILAGO ESCULENTA IN PLANT OF ZIZANIA CADUCIFLORA

SHI Guo-Xin, XU Xiang-Shen

(*Department of Biology, Nanjing Normal University,* Nanjing 210024)

Abstract Mycelium of *Ustilago esculenta* P. Henn. is perennial which passes the cold winter seasons in rhizome of *Zizania caduciflora* Handl-Mazz. and invades the shoots developing from buds of the rhizome the next spring. Mycelium is septated, binucleate and profusely branched. Invasion of hyphae is intercellular and intracellular. No appressoria or haustoria are to be found. Cells of the parenchymatous tissue of infected portion of host plant divide rapidly with newly formed cells in great enlargement and high vacuolization which causes the shoot swelling. Part of hyphal cells with their wall transforms into mucous substance at the late stage of shoot swelling. Protoplasm of such mucoid hyphal cells contract into round cells, secreting thick wall and change into teliospores (chlamydospores).

Key words *Zizania caduciflora*; *Ustilago esculenta*; Mycelium; Teliospores (Chlamydospores)

1990年4月收稿，1990年6月定稿。

*国家自然科学基金资助项目。

茭白黑粉菌(*Ustilago esculenta* P.Henn.)[1]是一种寄生于茭白植株内的真菌，属黑粉菌科。由于寄生的黑粉菌菌丝体产生IAA，刺激寄主幼茎过度生长而使之膨大[2]，成为著名的水生蔬菜——茭瓜。

前人对茭白黑粉菌的冬孢子萌发[3]，在培养基上完成生活史的过程[1]，和菌丝的代谢产物[4]进行了详细的观察和研究，但菌丝体在寄主体内的形态发育情况尚未见详细报道。近年来我们对茭白黑粉菌菌丝体在寄主体内的分布、生长、发育、冬孢子的形成以及茭白茎的膨大进行了研究，并对菌丝的超微结构进行了初步观察。

材 料 和 方 法

1.材料来源　研究材料采自无锡和南京农田栽培与田间野生的茭白植株。从茭白越冬阶段到茭白茎端膨大，茎内菌丝形成冬孢子以及无菌丝体寄生植株从越冬到花序原基分化阶段，都分别按期切取有关组织样块。

2.光学显微镜观察　采用常规石腊切片，用苏本精和Sharman[5]方法染色。

3.电子显微镜观察　超薄切片以透射电子显微镜观察，方法参照施国新等[6]；冬孢子形成期采用扫描电子显微镜观察，方法参照Gold等[7]。

观 察 结 果

1.菌丝体在寄主体内的分布和生长

茎部未受菌丝侵染而不能膨大的茭白植株在大田生产中称为"雄茭"，这类植株未观察到有茭白黑粉菌菌丝体存在；植株的茎具节和髓腔，到后期发育时，茎顶端可形成花序（图版Ⅰ：1）。

茎部能膨大的茭白植株在大田生产上称为正常茭，在个体发育中不形成花序。除植株根部和较老的叶内无菌丝体存在外，其它如茎及幼叶基部均可见到有大量菌丝分布（图版Ⅰ：2）。

入秋，一部份菌丝在膨大的茎中形成冬孢子，待膨大的茎部腐烂，冬孢子散出寄主体外；另有一部份菌丝宿存于地下茎越冬，主要分布在地下茎的节部和芽体附近的薄壁组织中。越冬菌丝在形态上成细线状，短而卷曲，翌年春天长入由地下茎顶芽及腋芽所形成的植株中，使新生植株一开始就受到菌丝的侵染。随着植株的长大，菌丝顺着裂生性的细胞间隙向上生长。间隙中常有薄壁细胞的代谢产物填充(图版Ⅱ：16)，这类物质可能有利于菌丝的生长。菌丝在生长过程中也形成分枝(图版Ⅰ：4，5)，分枝并可再产生分枝，使菌丝体在发育中形成紧密交织的网状(图版Ⅰ：4，6)在光镜下观察菌丝分枝刚发生时的形态与某些黑粉菌的吸胞甚相类似[8](图版Ⅰ：5)，但在电镜下观察时可以见到当分枝顶端抵住相邻薄壁细胞的胞壁时，接触点的壁向细胞内凹陷，壁中的微纤丝逐渐解体，壁内质膜断离，形成菌丝穿过壁层进入细胞的通道（图版Ⅱ：12）。分枝菌丝的伸长常可连续穿过多个细胞，并反复分枝，这就证明刚形成时的短枝并非吸胞，而是菌丝产生分枝的初期正常形态。在茭白植株生长期间，菌丝是向着茎的幼嫩部位伸展的，即

便在茎端原套层的细胞内也能观察到有发育良好的菌丝存在（图版Ⅰ：2）。

2.菌丝的超微结构

由于菌丝体早期分散在茎的基本组织中，且多呈卷曲状态，后期菌丝又往往交织在一起，所以在电镜切片中不易观察到较完整菌丝的超微结构；但从观察到的不完整菌丝段中仍能看到菌丝的隔膜（图版Ⅱ：15）和切面的圆形图案；在植株内生长的菌丝细胞中有二个核。发育早期的菌丝细胞质浓，细胞器不易观察清楚，但能见到有大量囊泡分布，菌丝顶端尤为密集；随着菌丝体的发育，菌丝内逐渐出现小的液泡，这种小液泡在电镜下呈电子密度低，形状不规则，能与囊泡区别开来。菌丝顶端部分的囊泡首先与小液泡融合，形成较大的液泡，液泡中常含有小囊泡和颗粒，所以在较老的菌丝顶端常存在一个大液泡(图版Ⅱ：13)，以后在菌丝的其它部位同样出现由囊泡与液泡互相融合，形成大型液泡的现象(图版Ⅱ：14)，到菌丝体发育后期，菌丝细胞中的液泡占据了细胞的较大体积。液泡在菌丝内的形成过程在部分锈菌菌丝的超微结构中也被观察到[9]。发育后期的菌丝细胞质在电镜中电子密度明显降低，细胞器逐渐得以看清。除上面提到的液泡和小囊泡外，内质网普遍存在，有的内质网膨大成囊泡状；线粒体数量较多，内脊膜少，大多呈二片状排列(图版Ⅱ：11)；未观察到完整的高尔基体；细胞核的核膜二层，核质电子密度较低；核仁不明显(图版Ⅱ：11)。菌丝壁层随着菌丝的发育，电子密度有逐渐增高的现象；较老菌丝的壁在电镜下呈三层结构，内层和外层的电子密度高，中间一层电子密度低，在电镜下呈一亮带（图版Ⅱ：14）。

3.冬孢子的形成

秋季，在茭白膨大茎中，部分菌丝体密集地交织在一起(图版Ⅰ：6，7)，并可能分泌某种酶以分解周围的薄壁细胞，形成一融生性腔。密集的菌丝便集生腔中；腔面平滑，薄壁细胞朝腔面的细胞壁未见增厚。成团集生的菌丝体中心部位的菌丝由于与周围的薄壁细胞脱离而使营养匮乏，首先出现壁的胶化，而后原生质收缩变圆(图版Ⅰ：6)并且分泌一层平滑的厚壁包于周围，成为早期的冬孢子(图版Ⅰ：9)，以后周围菌丝体的其它细胞也陆续转变为冬孢子；整个腔内由于菌丝壁的胶化而为粘性物质充满，冬孢子便分散在粘性物质之中。冬孢子在成熟过程中外壁常出现粒状、棒状及S形棒状的突起，突起之间往往有线状突起相连接；纹饰的形成又与周围粘性物质的逐渐减少直至消失相联系。至此，冬孢子便成堆地集聚在中空的腔中(图版Ⅱ：17)。分散单个存在的菌丝、生长锥及其附近区域的菌丝都不形成冬孢子（图版Ⅰ：3），这可能与薄壁细胞提供的营养较为充分有关。

4.菌丝的侵染与茭白茎的膨大

茭白茎具节和节间，维管束二轮，分布于基本组织中，茎中央为髓腔。当菌丝体侵染茎端生长锥及其附近组织并大量分枝蔓延时，生长锥受菌丝影响而明显膨大伸长，附近幼嫩的薄壁细胞分裂增多，由此形成的茎从内部解剖上难于区分节和节间，中央髓腔也不再存在。

膨大茎的横切面上呈现维管束不规则地散生于薄壁组织中，受菌丝体侵染后维管束极度简化，导管或筛管仅单独存在或完全破损，有的维管束出现大的融生腔隙。有菌丝体分布的区域由于薄壁细胞分裂快，细胞小而排列紧密，无菌丝体分布的区域则排列疏

松，出现较多细胞间隙，维管束的发育也属正常（图版Ⅰ：10）。菌丝体可侵染伸长和膨大茭白茎的所有部位，并使已经液泡化的薄壁细胞恢复分裂，部分受菌丝侵染的基本组织薄壁细胞，分裂可持续到茎内冬孢子堆形成时期；故而生产上常能见到具冬孢子的膨大茎仍能继续增粗的现象。受菌丝侵染的薄壁细胞在电镜下常可见到细胞核的解体或出现核的穿壁现象，其原因还有待进一步研究。茭白茎内由于受菌丝体的侵染，基本组织细胞分裂多，增大快，所以从茭白茎开始膨大到成为商品采收仅需15—20天左右。

讨　论

1.关于茭白体内菌丝的来源

前人观察到茭白地下茎发育正常而地上茎则呈畸形发育，因而推测茭白体内的菌丝体是在茭白生长期间由外界随水流侵入茭白幼茎而引起膨大的，所以提出茭白在生长期不能断水[10]，也曾有人做过实验，将茭白母墩中的菌丝用合适的温度杀地，再植于土中，第二年茭白虽能生长，位茎不膨大[11]。我们在观察中并未发现外界菌丝入侵茭白嫩茎的迹象，并认为茭白黑粉菌的菌丝体是多年生的，宿存于地下茎越冬，翌年再由地下茎向植株侵染蔓延。地下茎组织较老，提供的营养少，宿存菌丝体发育也差；同时受外界环境条件的制约，较难引起畸形膨大。我们的观察结果认为欧世璜[11]的实验结果是正确的。

2.关于粘液道

前人认为粘液道在茭白茎幼嫩时为菌丝滋生的场所[10]，我们在观察茭白幼茎时并未观察到粘液道这一结构。菌丝体早期主要在裂生性的，且具某些分泌物的细胞间隙中生长；在菌丝形成冬孢子堆时，菌丝体的细胞壁胶化，使融生腔隙中出现粘液，形成粘液腔。

3.冬孢子的形成

茭白黑粉菌冬孢子形成过程中菌丝壁的胶化与某些黑粉菌冬孢子成熟后，残余菌丝胶化[2]的情况有明显不同，而有的黑粉菌形成冬孢子时整个过程由菌丝完成，菌丝壁并不胶化[12]。茭白黑粉菌菌丝体的壁在冬孢子形成过程中胶化是否对冬孢子的发育及孢子外壁的形成起到作用，有待进一步研究。

4.茭白的肥大原因

从茭白茎组织的发育情况推断，茭白黑粉菌产生IAA对茭白茎膨大的主要作用可能是与促进薄壁细胞分裂，液泡化细胞的反分化以及细胞体积的迅速增大密切相关的。

致谢　本文蒙昆明植物研究所臧穆研究员指导审阅。

参 考 文 献

1　程岩，沈崇尧，裘维蕃．真菌学报　1989；8（1）：9—16

2　戴芳澜．真菌的形态和分类．北京：科学出版社，1987：219—232

3　阎玫玉　*Contr Inst Bot Nat Acad Peiping*　1935；3：5—15

4　余永年．植物学报　1962；10（4）：339—350

6　施国新，徐祥生，陈维培．西北植物学报　1988；8(2)：92—98
7　Cold R E, et al. *Can J Bot*　1979；57：74—80
8　Fullerton R A. *Aust J Bot*　1970；18：285—292
9　Littlefield L J, Heath M C. Ultrastructure of Rust Fungi. New York：Academic Press　1979：227—233
10　谢成章．华中农学院学报　1984；3：70—77
11　欧世璜．*Sinensia*　1938；9：259—361
12　Seyfert R. *Zeitschr f Bot*　1927；19：577—601

图 版 说 明

ER (Endoplasmic Reticulum)＝内质网；H(Hyphae)＝菌丝；Hw(Hyphal Wall)＝菌丝壁；Mi(Mitochondrion)＝线粒体；Mu(Mucilage)＝粘液；N(Nucleus)＝核；NM(Nuclear membrane)＝核膜；PC(Parenchyma Cell)＝薄壁细胞；T (Teliospores)＝冬孢子；Te (Teliosorus)＝冬孢子堆；V (Vesicle)＝囊泡；Va (Vacuole)＝液泡；VB (Bascular Bundle)＝维管束；W (Cell Wall)＝细胞壁；Is (Intercellular space)＝细胞间隙．

图 版 I

1.茎内无菌丝，茎端形成花序原基　×26.4　2.生长锥及附近菌丝不形成冬孢子　×26.4　3.在膨大茎中菌丝体形成冬孢子堆 (Te)　×13.2　4.茎横切面示菌丝体反复分枝　×13.2　5.菌丝早期的分枝　×330　6.集生的菌丝体×132　7.菌丝密集交织在一起　×330　8.菌丝壁胶化成粘液(Mu)和原生质收缩　×330　9.冬孢子 (T)　×420　10.膨大茎横切面示菌丝侵染区域的细胞小，排列紧密，非侵染区域的细胞排列疏松，维管束 (VB) 发育正常×13.2

图 版 II

11.菌丝内部亚显微结构，示线粒体 (Mi)，内质网 (ER)，核膜 (NM) 和核 (N)　×30000　12.菌丝分枝穿入薄壁细胞 (PC)　×6000　13.菌丝顶端结构　×11000　14.菌丝横切面，示菌丝壁 (HW) 结构和囊泡 (V) 与液泡 (Va) 的融合　×12000　15.菌丝具隔膜　×8000　16.细胞间隙 (IS) 为代谢产物填塞　×36000　17.冬孢子堆 (Te)　×400

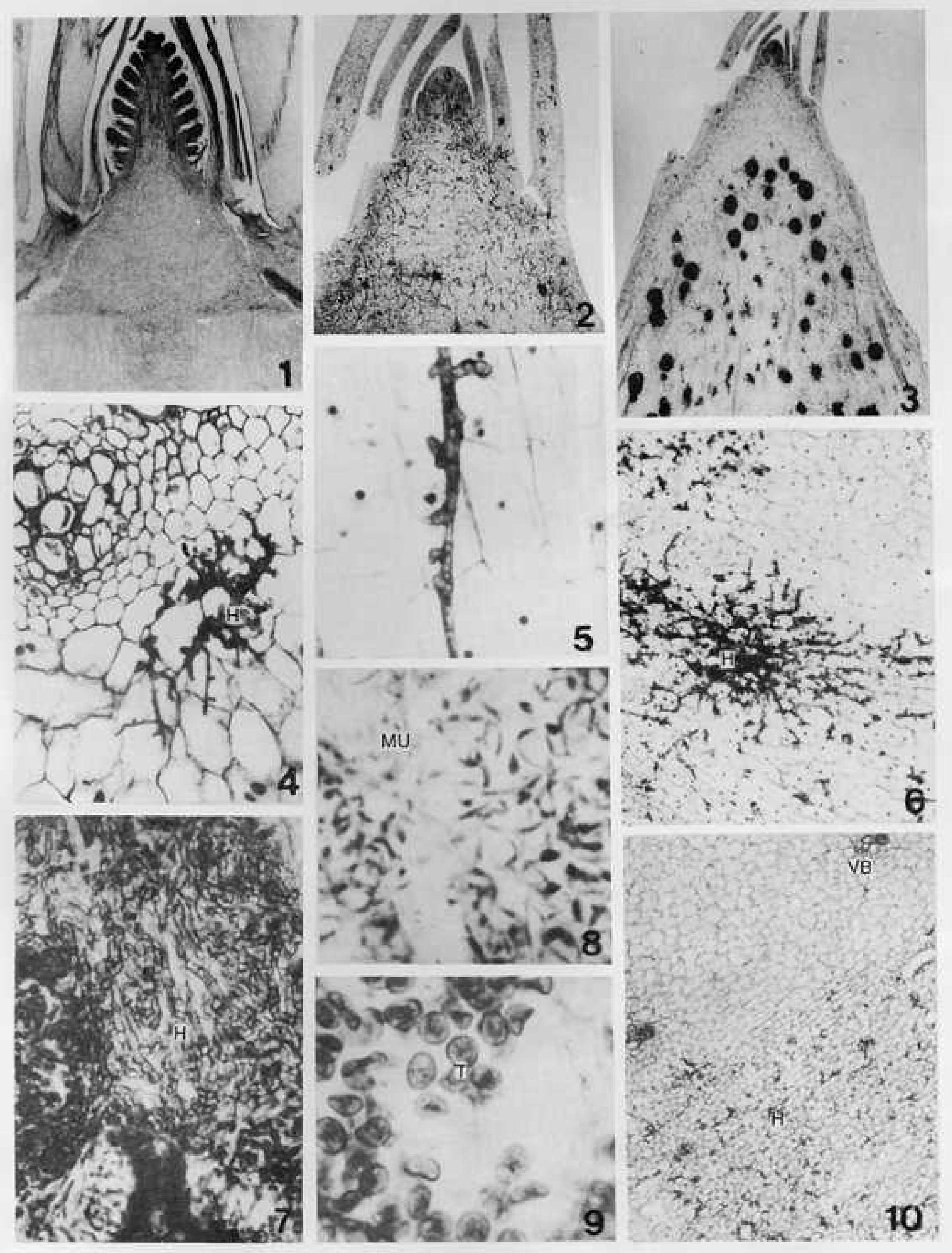
Explanation of plate

plate I

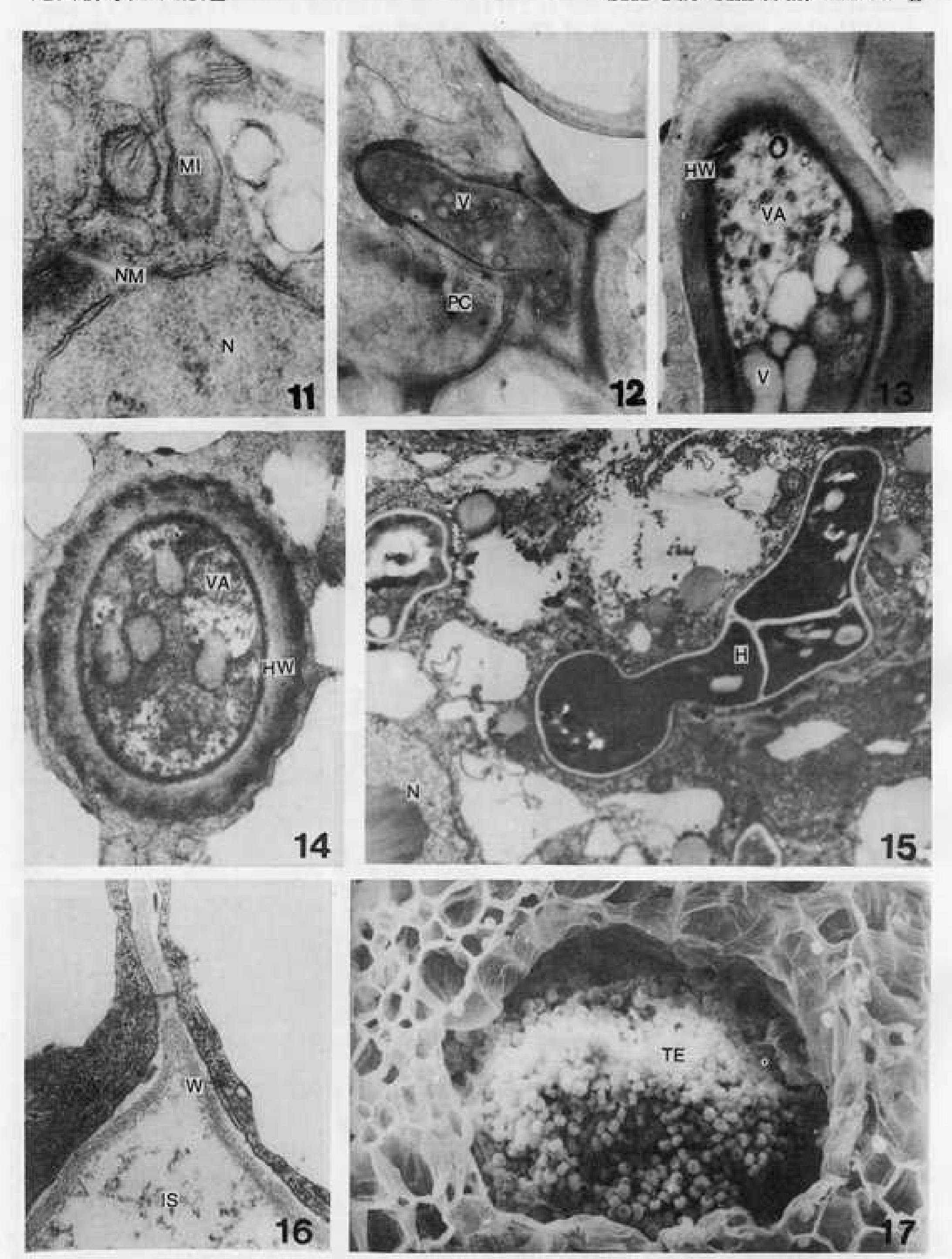
1. Median longisection of stem of non-infected plant showing inflorescence on its apex and no trace of hyphae can be found in its parenchymatous tissue, ×26.4 2. Longisection of infected shoot showing no teliospore formation by the hyphae near its growing tip, ×26.4 3. Clusters of teliospores(Te) found in the swelling shoot. ×13.2 4. Transection of infected stem showing branching and rebranching of the mycelial hyphae. ×132 5. Initiation of hyphal branches. ×330 6. Aggregation of mycelial hyphae (H). ×132 7. Mycelial hyphae compactly interweaving togather. ×330 8. Transformation of hyphal wall into mucilagenous substances (Mu) and contraction of protoplasm (P) into thick-walled spores. ×330 9. Teliospores(T). ×420 10. Transection of hypertrophied shoot showing cells of the infected areas are smaller in size and arranged compactly while that of non-infected areas loosely arranged with vascular bundles(VB) developed normally. ×13.2

Plate II

11. Structure of a portion of hypha showing mitochondrion(Mi), endoplasmic reticulum(ER), nuclear membrane (NM) and nucleus(N). ×30000 12. penetration of hyphal branch into a parenchyma cell near by. ×6000 13. Apical structure of bypha. ×11000 14. Transection of an old hypha showing wall structure and union of vasicles (V) and vacuoles(Va). ×12000 15. Septation of hypha. ×8000 16. Metabolites of host cell present in the intercellular space. ×36000 17. Cluster of teliospores (Te) in a lysigenous cavity(SEM). ×400



See explanation at the end of text



See explanation at the end of text